

转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻对大螟幼虫体内 三种保护酶活性的影响

郭文娟, 陆驰宇, 熊应强, 马鹤娟, 李绍勤*

(华中农业大学植物科学技术学院, 湖北省昆虫资源利用与害虫可持续治理重点实验室, 武汉 430070)

摘要: 为阐明转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻对大螟 *Sesamia inferens* (Walker) 作用的生理生化机制, 本研究用转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻茎秆饲喂大螟 3 龄和 5 龄幼虫, 采用酶活性测定方法研究了取食转 Bt 水稻对大螟幼虫体内 3 种保护酶 SOD(superoxide dismutase)、CAT(catalase)和 POD(peroxidase)活性的影响。结果表明, 大螟 3 龄幼虫在取食转基因水稻 24 h 后 SOD 活性与对照相比提高了 43.44%, 48 h 后降至最低值; 在取食 24 h 后 POD 值达到最高值, 其酶活性比对照升高了 29.22%, 最终在取食 48 h 后降至最低值, 并显著低于对照; 在取食转基因水稻 4 h 后, CAT 活性升高了 30.33%, 在取食 48 h 后, 与对照相比, CAT 活性降低了 27.01%; 5 龄幼虫取食 4 h 后 SOD 活性显著高于对照水平, 36 h 后降至最低值, 与对照相比, 活性下降了 31.62%; 在取食 8 h 后 POD 活性达到最高值, 与对照相比, 升高了 73.20%, 36 h 后酶活性降至最低值; 在取食之初 4 h CAT 活性达到最高值, 与对照相比, 其值升高了 75.73%, 在取食 48 h 后, 其活性与对照相比减少了 7.55%。3 龄幼虫与 5 龄幼虫相比, 对 Bt 的抗性水平较低, 自身防卫能力较差。结果说明, 在取食初期, 试虫体内保护酶活性升高, 以抵御 Bt 毒蛋白对虫体的伤害作用, 随着取食时间的延长, 保护酶活性迅速降低, 从而干扰虫体正常的代谢过程, 导致虫体出现中毒症状, 致使昆虫死亡。

关键词: 大螟; 转基因水稻; 保护酶; SOD; CAT; POD

中图分类号: Q966 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2012)08-0958-06

Effects of transgenic *cry1Ab/cry1Ac* rice on the activities of three protective enzymes in larvae of *Sesamia inferens* (Lepidoptera: Noctuidae)

GUO Wen-Juan, LU Chi-Yu, XIONG Ying-Qiang, MA He-Juan, LI Shao-Qin* (Hubei Insect Resource Utilization and Sustainable Pest Management Key Laboratory, College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract: To clarify the physiological and biochemical mechanism of the effect of transgenic *cry1Ab/cry1Ac* rice on larvae of *Sesamia inferens* (Walker), the effects of feeding transgenic Bt rice on the activities of three protective enzymes (SOD, CAT and POD) in *S. inferens* larvae were studied by assaying enzyme activities in the 3rd and 5th instar larvae which were fed with stems of transgenic and non-transgenic rice (control) for different time. The results showed that SOD activity in the 3rd instar larvae fed with Bt rice for 24 h was significantly higher than that of the control (increased by 43.44%), but declined to the minimum at 48 h after feeding. The POD activity in the 3rd larvae fed with Bt rice reached the maximum at 24 h after feeding, and significantly higher than that of the control (increased by 29.22%), but declined to the minimum at 48 h after feeding which was significantly lower than that of the control. The CAT activity in the 3rd larvae fed with Bt rice for 4 h increased by 30.33%, and decreased by 27.01% at 48 h after feeding compared with that of the control. The SOD activity in the 5th instar larvae was significantly higher than that of the control after the larvae was fed on transgenic rice for 4 h, but declined to the minimum at 36 h after feeding (decreased by 31.62% compared with that of the control). The POD activity reached the maximum and increased by 73.20% compared with that of the control after the larvae was fed on Bt rice for 8 h, but declined to the minimum at 36 h after feeding. The CAT activity reached the maximum and increased by 75.73% after the larvae was fed with transgenic rice

基金项目: 转基因生物新品种培育重大专项(2009ZX08013-017B)

作者简介: 郭文娟, 女, 1986 年生, 湖北鄂州人, 硕士研究生, 研究方向为生物安全评价, E-mail: guowenjuan7788521@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: lishaoqin@mail.hzau.edu.cn

收稿日期 Received: 2012-03-02 接受日期 Accepted: 2012-08-02

for 4 h and decreased by 7.55% at 48 h after feeding compared with that of the control. The resistance level of the 3rd instar larvae was lower than the 5th instar larvae when treated by transgenic Bt rice for the reason that the 3rd instar larvae had lower defense capability. The results suggest that in the initial stage of feeding, the enzyme activity in larvae increases in order to protect larvae from being damaged by Bt toxalbumin. The enzyme activities in larvae rapidly descend and the metabolism of larvae is disturbed due to feeding transgenic rice with extension of feeding time, causing the poisoning symptoms and even death of larvae.

Key words: *Sesamia inferens*; transgenic rice; protective enzymes; SOD; CAT; POD

大螟 *Sesamia inferens* (Walker) 是中国水稻主栽区一种重要的鳞翅目害虫。20 世纪 90 年代以来, 随着杂交稻面积的推广, 以及大量高毒化学农药的误用和滥用, 大螟种群呈现逐步上升势头(傅强和黄诚文, 2005)。目前, 防治螟虫主要依靠化学农药, 但害虫抗药性上升的问题十分突出(高玉林等, 2006)。黄诚华等(2006)研究表明, 大螟对新型农药氟氯氰的适应能力明显高于二化螟, 在有效防治二化螟的同时, 可引起大螟种群数量的上升, 这给大螟的防治带来了一定困难。Han 等(2008)在中国南方种植转 *Cry1Ac + CpTI* 双价基因的水稻对大螟种群动态进行研究发现, 转基因和非转基因水稻上大螟幼虫的种群密度差别很大, 非转基因水稻田间幼虫种群密度显著高于转基因稻田。本实验室近几年对水稻田间病虫害调查的结果也表明, 大螟的为害情况日趋严重(待发表资料)。

转基因水稻是利用非水稻来源的高效杀虫蛋白基因培育而成, 对鳞翅目害虫具有很强的杀虫效果, 其中对二化螟和三化螟的杀虫效果可以达到 100% (Wünn *et al.*, 1996)。但是, 转基因抗虫作物的大规模商业化种植对靶标害虫产生了强大的选择压力, 导致目标害虫抗性增加, 进化速度加快。目前已报道在实验室内筛选出多种对 Bt 产生了抗性的昆虫, 如欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* (Huang *et al.*, 1999)、小菜蛾 *Plutella xylostella* (Tabashnik, 1990; Shelton *et al.*, 2002)、棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (范贤林等, 2000; Akhurst *et al.*, 2003) 等。

已经有报道证实昆虫的保护酶受 Bt 的影响而变化, 可能直接参与了 Bt 杀虫蛋白的代谢作用并与抗性的产生有关(Ding *et al.*, 2001; 徐艳玲等, 2006)。昆虫体内的保护酶主要有超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)3 种。其中 SOD 能清除 O_2^- 而形成 H_2O_2 , H_2O_2 能与 O_2^- 形成毒性更强的 HO^- 。但由于细胞内还有过氧

化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD), 这两种酶具有分解 H_2O_2 的作用, 所以正常情况下, 细胞内自由基的产生与清除是在 SOD, CAT 及 POD 3 种酶的协调作用下, 处于一种动态平衡状态, 使自由基维持在一个低水平, 从而防止自由基毒害, 一旦这种平衡受到破坏, 就可能产生伤害作用(李周直等, 1994)。

本实验以大螟 3 龄和 5 龄幼虫为代表, 研究了大螟幼虫在取食转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻后, 大螟体内保护酶活性的变化, 并分析引起这种变化的原因, 不但有利于揭示转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻对大螟作用的生理生化机制, 还可以为抗性产生的机理提供依据, 有利于实现转基因水稻的安全、合理和持续利用。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

本实验在华中农业大学进行, 所用大螟虫源均采自湖北省鄂州市华容区常规水稻田。从田间受害水稻植株上剥取大螟幼虫, 实验室饲养至成虫后, 雌雄配对, 任其在水稻叶鞘内产卵。收集卵块, 放入温度 $25 \pm 1^\circ\text{C}$, RH 75%, 光周期 16L:8D 的人工气候箱中待其孵化。孵化后以新鲜的汕优 63 水稻稻秆饲养, 建立实验室种群。

1.2 供试水稻

实验所选用转基因水稻品种是由华中农业大学选育的汕优 63 系 Bt 水稻, 是以汕优 63 为父本的转 *cry1Ab/cry1Ac* 双价基因水稻品种, 目前已经获得在湖北省进行生产应用的安全许可; 对照水稻选用其亲本汕优 63(SY63)。上述水稻品种由华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室提供。

1.3 供试虫取样处理

选取部位相同, 粗细一致的分蘖期转 *cry1Ab/cry1Ac* 水稻稻秆, 放入直径 18 mm × 高 180 mm 的

试管中, 试管底部用湿的棉球保湿, 端部用 200 目纱网封住后用橡皮筋绑住。每管接饥饿 2 h 的大螟 3 龄 (或 5 龄) 幼虫 2 头, 放入温度 $25 \pm 1^\circ\text{C}$, RH 75%, 光周期 16L:8D 的人工气候箱中, 分别在饲喂至 4, 8, 12, 24, 36 和 48 h 后取样。样品置于 -20°C 冰箱中冷冻保存, 每天换入新鲜的茎秆。对照用汕优 63 同样处理。

1.4 酶源制备

将待匀浆的大螟 3 龄 (或 5 龄) 幼虫 (按时间段分开) 2 头, 用蒸馏水冲洗干净后用滤纸将其表面吸干。幼虫称重, 用 9 倍重的 0.86% 的冷生理盐水于预冷的玻璃匀浆器中, 冰浴研磨, 匀浆液于 4°C 冷冻离心机中, $2\,500 \sim 3\,500\text{ r/min}$ 离心 10 min, 取上清液作为酶源, 在 752N 型紫外可见分光光度计下分析酶活性。各处理和对照均设 3 次重复。

1.5 SOD 酶活性测定

本实验所用 SOD 测试盒为南京建成生物工程研究所生产, 按试剂盒说明进行检测。被测样品的 SOD 活性计算公式为:

$$\text{总 SOD 活性 (U/mg pro)} = \frac{\text{对照管吸光度} - \text{测定管吸光度}}{\text{对照管吸光度}} \div 50\% \times \frac{\text{反应液总体积}}{\text{取样量 (mL)}} \div \frac{\text{待测样本蛋白浓度}}{(\text{mg pro/mL})}$$

1.6 CAT 酶活性测定

本实验所用 CAT 测试盒为南京建成生物工程研究所生产, 按试剂盒说明进行检测。CAT 活性计算公式为:

$$\text{组织匀浆中的 CAT 活性 (U/mg pro)} = \frac{(\text{对照管 OD 值} - \text{测定管 OD}) \times 271 \times \frac{1}{60 \times \text{取样量}}}{\text{待测样本匀浆蛋白浓度 (mg pro/mL)}}$$

其中, 271 为斜率的倒数。

1.7 POD 酶活性测定

本实验所用 POD 测试盒为南京建成生物工程研究所生产, 按试剂盒说明进行检测。POD 酶活性计算公式为:

$$\text{POD 活性 (U/mg pro)} = \frac{\text{测定管 OD} - \text{空白管 OD}}{12 \times \text{比色光径 (1.0 cm)}} \times \frac{\text{反应液总体积}}{\text{取样量 (mL)}} \div \frac{\text{反应时间}}{(30 \text{ min})} \div \frac{10\% \text{ 组织匀浆蛋白浓度}}{(\text{mg pro/mL})} \times 1\,000$$

1.8 数据统计与分析

采用 MS EXCEL 和 SAS (The SAS System for Windows V9.1) 软件对实验数据进行单因素方差分析。重复数据计算其平均值和标准误 (SE)。

2 结果与分析

2.1 转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻对大螟幼虫体内超氧化物歧化酶 (SOD) 活性的影响

转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻对大螟 3 龄幼虫体内超氧化物歧化酶活性的影响如图 1(A) 所示, 大螟 3 龄幼虫在取食转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻 4 h 后, 体内 SOD 活性略高于对照组, 但是差异不显著 ($P > 0.05$); 取食 8 ~ 12 h 体内 SOD 活性呈缓慢下降趋势, 且显著低于对照组 ($P < 0.05$), 并在取食 12 h 后 SOD 值与对照相比下降了 28.85%; 取食 12 ~ 24 h SOD 活性迅速上升, 在取食 24 h 后 SOD 活性与对照相比提高了 43.44%, 两者差异显著 ($P < 0.05$); 从 24 ~ 48 h SOD 活性直线下降, 并在取食 48 h 后降至最低值。

转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻对大螟 5 龄幼虫体内超氧化物歧化酶活性的影响如图 1(B) 所示, 大螟 5 龄幼虫在取食转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻初期, 其幼虫体内 SOD 活性显著高于对照组 ($P < 0.05$), 取食 8 ~ 24 h 内酶活性曲线平缓; 但随着取食时间的延长, 其体内 SOD 酶活性有所下降, 并在取食 36 h 后降至最低值, 与对照相比, SOD 酶活性下降了 31.62%; 此后 SOD 活性有所上升, 但最终仍然显著低于对照 ($P < 0.05$)。

大螟 3 龄和 5 龄幼虫在取食对照非转基因水稻 4 h 后, 大螟 3 龄幼虫 SOD 活性明显高于 5 龄幼虫, 是 5 龄幼虫的 1.65 倍, 在取食对照水稻的其他时间段, 3 龄幼虫的 SOD 活性也比 5 龄幼虫的 SOD 活性强。

上述结果表明, 大螟 3 龄和 5 龄幼虫在取食转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻后, 在摄入 Bt 毒素初期, 由于毒素在体内的含量较少, 故其 SOD 活性有少许提高, 以减轻过氧离子对虫体的毒害作用。但是, 随着取食时间的延长, 大螟 3 龄和 5 龄幼虫体内 SOD 活性明显受到抑制, 酶活性均有不同程度下降。该结果表明, 转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻中的 Bt 毒蛋白抑制了 SOD 清除体内的 O_2^- , 因此导致虫体中毒。大螟 3 龄幼虫在取食转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻 8 h 后体内 SOD 值即显著低于对照且呈下降趋势, 可见 3 龄幼虫的自身防卫能力较 5 龄弱。

2.2 转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻对大螟幼虫体内过氧化物酶 (POD) 活性的影响

转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻对大螟 3 龄幼虫体内

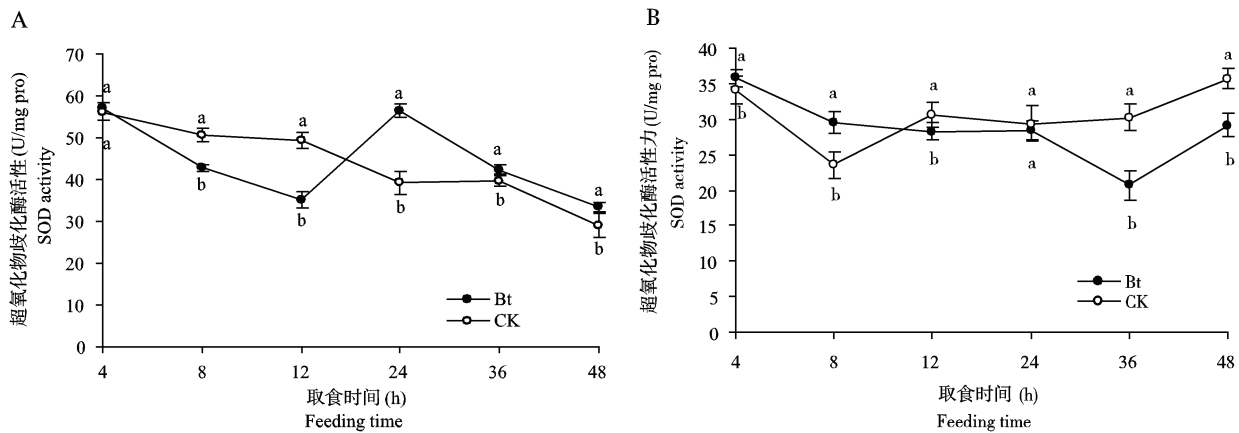


图 1 转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻对大螟 3 龄(A)和 5 龄(B)幼虫体内超氧化物歧化酶活性的影响

Fig. 1 Influence of Bt rice on SOD activity in the 3rd instar (A) and 5th instar (B) larvae of *Sesamia inferens*

图中数据为平均值 \pm 标准误, 图中不同字母表示在 0.05 水平上存在显著差异; 下图同。The data in the figure are mean \pm SE, and those with different letters are significantly different at the 0.05 level. The same for the following figures.

过氧化物酶活性的影响如图 2(A)所示, 大螟 3 龄幼虫在取食转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻 4 ~ 8 h 后, 其体内 POD 活性有些许上扬趋势, 且 POD 活性显著高于对照组 ($P < 0.05$); 8 ~ 12 h POD 活性急剧下降, 且显著低于对照水平 ($P < 0.05$); 此后, 酶活性有所上升, 并在取食 24 h 后达到最高值, 且显著高于对照 ($P < 0.05$), 与对照相比, 其酶活性升高了 29.22%; 之后酶活性呈直线下降, 并最终在取食 48 h 后酶活性降至最低值, 并显著低于对照水平 ($P < 0.05$)。

转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻对大螟 5 龄幼虫体内过氧化物酶活性的影响如图 2(B)所示, 大螟 5

龄幼虫在取食转基因水稻初期, 其体内 POD 活性显著低于对照组 ($P < 0.05$), 取食 4 ~ 8 h 后, 酶活性增高, 并在取食 8 h 后达到最高值, 与对照相比, 其 POD 活性升高了 73.20%; POD 活性在取食的 12 ~ 36 h 持续下降, 并在取食转基因水稻 36 h 后酶活性降至最低值; 在取食 48 h 后酶活性有所回升, 但是最终仍然显著低于对照水平 ($P < 0.05$)。

由此可见, 随着取食时间的延长, Bt 毒蛋白在幼虫体内的积累增多, 最终影响了大螟 3 龄和 5 龄幼虫体内的 POD 酶活性, 干扰了幼虫体内正常的生理功能, 导致虫体出现中毒现象。

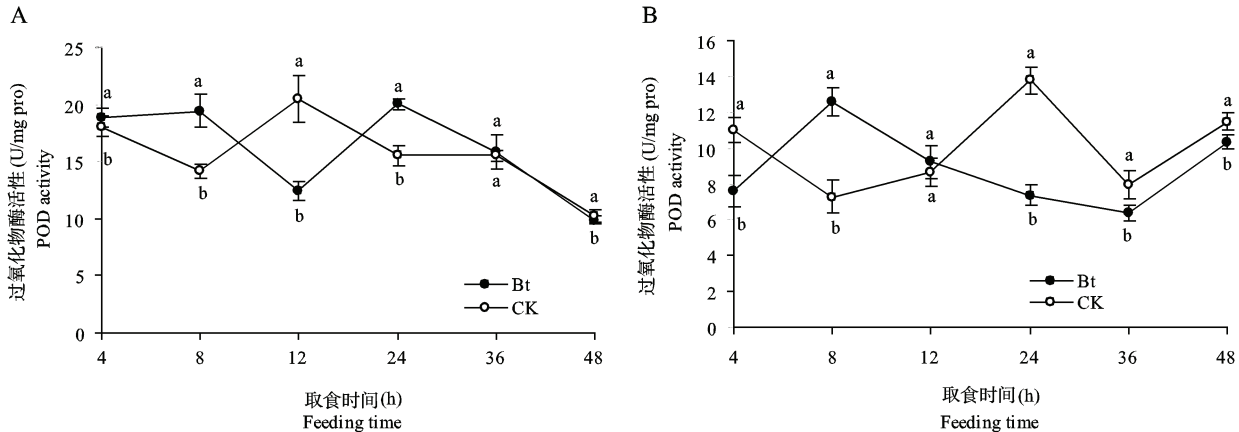


图 2 转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻对大螟 3 龄(A)和 5 龄(B)幼虫体内过氧化物酶活性的影响

Fig. 2 Influence of Bt rice on POD activity in the 3rd instar (A) and 5th instar (B) larvae of *Sesamia inferens*

2.3 转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻对大螟幼虫体内过氧化氢酶 (CAT) 活性的影响

转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻对大螟 3 龄幼虫体

内过氧化氢酶活性的影响如图 3(A)所示, 大螟 3 龄幼虫在取食 4 h 后, 体内 CAT 酶活性显著升高 ($P < 0.05$), 酶活性达到最大, 与对照相比, 酶活

性升高了 30.33%；在取食 8 h 后降至对照水平，且与对照无显著差异 ($P > 0.05$)；在取食的 12 ~ 36 h 呈缓慢下降趋势，其走势与对照相似，但是活性始终低于对照水平；在取食转基因水稻 48 h 后，其幼虫体内 CAT 活性仍然显著低于对照 ($P < 0.05$)，与对照相比，酶活性降低了 27.01%。

转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻对大螟 5 龄幼虫体内过氧化氢酶活性的影响如图 3 (B) 所示，大螟 5 龄幼虫在取食 4 ~ 24 h 时间段，其 CAT 活性均显著高于对照组，且在取食之初 4 h 达到最高值，与对照相比，其值升高了 75.73%；在取食的 8 ~ 24 h，其体内 CAT 变化与对照相似，但是其值始终高于对照；之后，随着取食时间的延长 CAT 活性逐渐下降，并最终低于对照水平；在取食 48 h 后，其活性

与对照相比减少了 7.55%。

由此可见，大螟幼虫在取食转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻初期，其机体尚可抵御 Bt 毒蛋白对其生理功能的破坏作用，但是到后期，其体内的 CAT 活性由于 Bt 毒蛋白的作用受到抑制。大螟 3 龄幼虫和 5 龄幼虫相比，在取食之初，大螟 5 龄幼虫体内 CAT 值与对照相比，升高了 75.73%，而 3 龄幼虫仅升高 30.33%，在之后的 24 h 大螟 5 龄幼虫体内的 CAT 活性仍然显著高于对照，而 3 龄幼虫体内的 CAT 活性已然显著低于对照水平，在实验最后，取食 48 h 后大螟 5 龄幼虫的活性与对照相比仅降低 7.55%，而 3 龄幼虫降低了 27.01%。由此可见，大螟 5 龄幼虫与 3 龄幼虫相比，其对 Bt 毒蛋白的抗性水平更高。

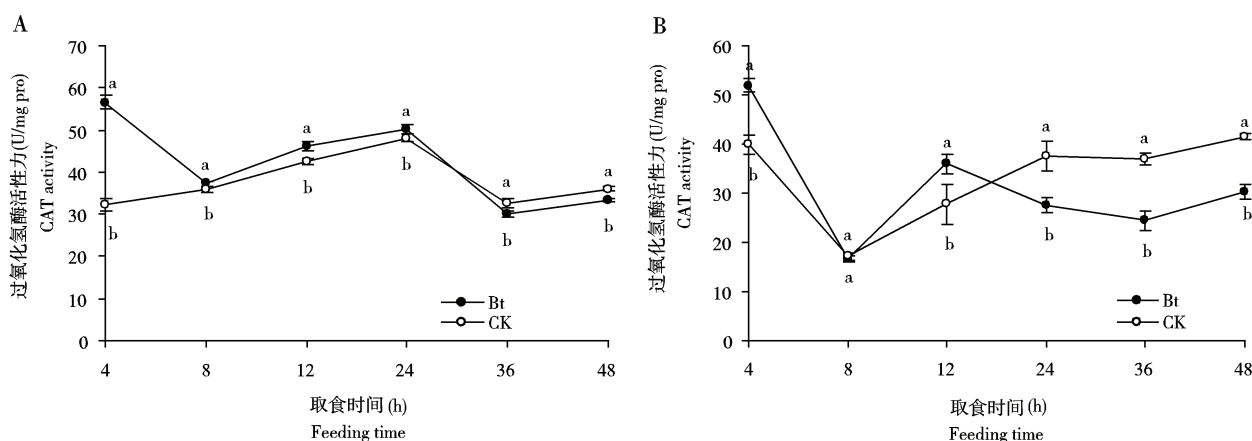


图 3 转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻对大螟 3 龄 (A) 和 5 龄 (B) 幼虫体内过氧化氢酶活性的影响

Fig. 3 Influence of Bt rice on CAT activity in the 3rd instar (A) and 5th instar (B) larvae of *Sesamia inferens*

3 讨论

大螟是多食性昆虫，幼虫在 2 ~ 3 龄后会转株为害，转株为害的大螟高龄幼虫是否能被 Bt 毒蛋白所控制，Bt 毒蛋白对大螟高龄幼虫作用的生理生化机制是什么？取食转基因水稻的大螟幼虫生理指标会出现什么样的变化？这些问题尚不明确。靶标害虫取食转 Bt 作物后，机体随即产生应激反应，引起一系列的代谢变化，使机体能够适应这种刺激。若刺激在一定范围内，此时机体的代谢功能增强以适应之，若超过一定强度，则机体会伴随一系列的病理变化。所以，昆虫体内酶系的变化情况不仅能够说明转基因作物的作用机制，而且能够反映昆虫对 Bt 蛋白的抗性程度。本研究通过取食 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻后大螟 3 龄和 5 龄幼虫体内 3 种保护酶活性的变化，使得这些问题得以解释。

本研究结果表明，大螟 3 龄和 5 龄幼虫在取食转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻初期，体内 SOD, POD 和 CAT 3 种保护酶活性较对照而言均有不同程度的升高，酶活性均明显增强，在取食 48 h 后，3 种酶活性均明显受到抑制，显著低于对照水平。在取食初期，试虫体内酶活性升高，以抵御 Bt 毒蛋白对虫体的伤害作用。随着取食转基因水稻时间的延长，酶活性迅速降低，从而干扰虫体正常的代谢机制，导致虫体出现中毒症状，致使昆虫死亡。

李周直等 (1994) 研究了菜粉蝶幼虫体内的 SOD 活性水平与虫龄的关系，结果显示 SOD 活性与虫龄呈负相关，表现为幼龄时 SOD 活性最大。本研究结果表明，大螟 3 龄幼虫 SOD 活性明显高于 5 龄幼虫，是 5 龄幼虫的 1.65 倍，这与上述研究结果一致。

张巍等 (2008) 研究了转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水

稻对稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 体内保护酶活性的影响, 结果表明, 稻纵卷叶螟幼虫在取食转基因水稻初期体内 SOD 活性显著上升, 随着取食时间延长, SOD 活性逐渐下降, POD 和 CAT 活性低于对照, 均显著受到抑制; 徐艳玲等(2006) 报道了转基因玉米对亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 幼虫体内 SOD 和 CAT 活性的影响, 结果表明, 取食转 *cry1Ab* 玉米 60 h 和 72 h 后, 玉米螟幼虫体内保护酶活性明显低于对照; Ding 等(2001) 研究表明美国白蛾幼虫在取食转 *Bt + CpTI* 双基因杨树叶片后, 中肠 SOD, CAT 和 POD 3 种保护酶活性先有所升高, 随取食时间延长逐渐降低, 本实验结果与上述结果一致。

综上所述, 大螟幼虫在取食转 *cry1Ab/cry1Ac* 基因水稻后, 在取食之初, 机体主动升高保护酶的活性以保护和维持机体进行正常的代谢。随着取食时间延长, 虫体损伤逐渐加重, 幼虫体内的 Bt 毒蛋白含量累积增高, 破坏了机体正常的防御系统, 保护酶活性在取食后期均有所下降, 虫体无法适时的清除体内毒素, 导致虫体中毒, 最终致其死亡。

有关转 Bt 水稻对大螟幼虫的作用机理, 还应进一步从转 Bt 水稻对大螟幼虫的组织病理学影响等方面开展深入研究。昆虫抗性的产生受多因素影响, 取食转基因水稻后大螟体内其他酶系出现怎样的变化? 是否与大螟的抗性相关? 这些问题仍需进一步深入研究。转 Bt 水稻对大螟幼虫生理指标的影响会直接影响到害虫的寄生性和捕食性天敌, 对天敌的生长发育以及生理生化会产生怎样的影响尚有待进一步研究。

参考文献 (References)

- Akhurst RJ, James W, Bird LJ, Beard C, 2003. Resistance to the *Cry1Ac* δ -endotoxin of *Bacillus thuringiensis* in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Economic Entomology*, 93: 1290–1299.
- Ding SY, Li HY, Li XF, Zhang ZY, 2001. Effects of two kinds of transgenic poplar on protective enzymes system in the midgut of larvae of American white moth. *Journal of Forestry Research*, 12 (2): 119–122.
- Fan XL, Zhao JZ, Fan YL, Shi XP, 2000. Inhibition of transgenic Bt plants to the growth of cotton bollworm. *Plant Protection*, 26(2): 3–5. [范贤林, 赵建周, 范云六, 石西平, 2001. 转 Bt 基因植物对不同抗性棉铃虫的生长抑制作用. 植物保护, 26(2): 3–5]
- Fu Q, Huang CW, 2005. Original Color Atlas of Diagnosis and Prevention of Rice Diseases and Pests. Jindun Publishing House, Beijing, 80. [傅强, 黄诚文, 2005. 水稻病虫害诊断与防治原色图谱. 北京: 金盾出版社. 80]
- Gao YL, Fu Q, Wang F, Lai FX, Luo J, Peng YF, Zhang ZT, 2006. Effects of transgenic rice harboring *cry1Ac* and *CpTI* genes on survival of *Chilo suppressalis* and *Sesamia inferens* and field composition of rice stem borers. *Chinese Journal of Rice Science*, 20 (5): 543–548. [高玉林, 傅强, 王锋, 赖凤香, 罗举, 彭于发, 张志涛, 2006. 转 *cry1Ac* 和 *CpTI* 双基因抗虫水稻对二化螟和大螟的致死效应及田间螟虫构成的影响. 中国水稻科学, 20 (5): 543–548]
- Han L, Liu P, Wu K, Peng Y, Wang F, 2008. Population dynamics of *Sesamia inferens* on transgenic rice expressing *Cry1Ac* and *CpTI* in southern China. *Environmental Entomology*, 37(5): 1361–1370
- Huang CH, Yao HW, Ye GY, Cheng JA, 2006. Effects of sublethal dose of Fipronil on detoxifying enzymes in the larvae of *Chilo suppressalis* and *Sesamia inferens*. *Chinese Journal of Rice Science*, 20(4): 447–450. [黄诚华, 姚洪渭, 叶恭银, 程家安, 2006. 氟虫腈亚致死剂量处理对二化螟和大螟幼虫体内解毒酶系活力的影响. 中国水稻科学, 20(4): 447–450]
- Huang FN, Buschman LL, Higgins RA, McGaughey WH, 1999. Inheritance of resistance to *Bacillus thuringiensis* toxin (Dipel ES) in the European corn borer. *Science*, 284: 965–967.
- Li ZZ, Shen HJ, Jiang QG, Ji BZ, 1994. A study on the activities of endogenous enzymes of protective system in some insects. *Acta Entomologica Sinica*, 37(4): 399–403. [李周直, 沈惠娟, 蒋巧根, 嵇保中, 1994. 几种昆虫体内保护酶系统活力的研究. 昆虫学报, 37(4): 399–403]
- Shelton AM, Zhao JZ, Roush RT, 2002. Economic, ecological, food safety, and social consequences of the deployment of Bt transgenic plants. *Annual Review of Entomology*, 47: 845–881.
- Tabashnik BE, 1990. Modeling and evaluation of resistance management tactics. In: Roush RT, Tabashnik BE eds. *Pesticide Resistance in Arthropods*. Chapman and Hall, New York. 153–182.
- Wünn J, Klöti A, Burkhardt PK, Ghosh Biswas GC, Launis K, Iglesias VA, Potrykus I, 1996. Transgenic indica rice breeding line IR58 expressing a synthetic *cry1A(b)* gene from *Bacillus thuringiensis* provides effective insect pest control. *Nature Biotechnology*, 14: 171–176.
- Xu YL, Wang ZY, He KL, Bai SX, 2006. Effects of transgenic Bt corn expressing *Cry1Ab* toxin on activities of some enzymes in larvae of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenée) (Lepidoptera: Pyralidae). *Acta Entomologica Sinica*, 49(4): 562–567. [徐艳玲, 王振营, 何康来, 白树雄, 2006. 转 Bt 基因抗虫玉米对亚洲玉米螟幼虫几种主要酶系活性的影响. 昆虫学报, 49(4): 562–567]
- Zhang W, Zhang ZC, Fu XQ, Liu LJ, Yan HM, 2008. Effects of transgenic Bt rice on the activities of three protective enzymes in larvae of the rice leafroller, *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Acta Entomologica Sinica*, 51(10): 1022–1027. [张巍, 张志罡, 付秀琴, 刘立军, 颜亨梅, 2008. 转 Bt 基因水稻对稻纵卷叶螟幼虫体内三种保护酶活性的影响. 昆虫学报, 51 (10): 1022–1027]

(责任编辑: 赵利辉)